BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

écologie générale

20

N° 164 MAI - JUIN 1973

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1973

ABONNEMENT GÉNÉRAL : France, 360 F ; Étranger, 396 F.
ZOOLOGIE : France, 250 F ; Étranger, 275 F.
SCIENCES DE LA TERRE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
ÉCOLOGIE GÉNÉRALE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
BOTANIQUE : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
SCIENCES PHYSICO-CHIMIQUES : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 164, mai-juin 1973, Écologie générale 20

Les mangroves du globe
Aspects écologiques, biocénotiques et physiologiques particuliers ; mise en valeur [1]

par André Kiener *

Résumé. — La répartition mondiale des mangroves, ou forêts de palétuviers, est esquissée. Quatre facteurs essentiels contrôlent l'extension de ces formations : régime des marées, nature du sol, afflux d'eau continentale et température. La flore et la faune, dont un inventaire sommaire est établi, présentent des zonations caractéristiques déterminées par les gradients de salinité et les capacités spécifiques d'osmorégulation. La haute productivité des mangroves prête à deux types d'exploitation : intensification de la pêche et aquaculture. L'état actuel et les perspectives de ces ressources sont examinés.

Abstract. — The distribution of mangroves in the world is outlined. Four main ecological factors are discussed : tidal pattern, soil composition, freshwater drainage and temperature. The composition of flora and fauna is reviewed with particular consideration of the influence of salinity on specific zonations ; osmotic regulation is briefly discussed. Some biocenosis are analysed. The present status of exploitation and aquaculture as well as future possibilities are considered.

Si nous nous en tenons à la définition de Guilcher (1954) sur la marée saline (par opposition à la marée dynamique), nous pouvons définir la mangrove, au sens large du mot, comme l'ensemble des formations végétales colonisant des atterrissements intertidaux, marins ou fluviaux, périodiquement submergés par la marée saline. Sur le « terrain », cette mangrove est matérialisée par la forêt de palétuviers, périodiquement inondée par les marées canalisées par les chenaux marins, et dont les figures 1A et 1B donnent, pour l'ensemble du globe, la répartition le long des côtes.

Cette formation occupe encore, tant en Amérique qu'en Afrique, de vastes superficies vierges, mais dans la zone indo-pacifique, aux régions littorales surpeuplées (près de 600 hab/km² à Java), la mangrove fait depuis longtemps l'objet d'une mise en valeur intensive et il est évident que les fortes coupes de bois, les mises en culture, après aménagement des sols salés amont, ainsi que le remplacement de la forêt inondée par des étangs d'aquaculture (avec cependant, souvent, maintien des digues fixées par des palétuviers) ont considérablement fait régresser la mangrove proprement dite et modifié les paysages.

1. Communication présentée aux Journées d'étude « Eaux et pêches outre-mer : inventaire, écologie, utilisation », Paris, 23-24 mars 1973, Laboratoire de Pêches Outre-Mer, Muséum national d'Histoire naturelle.

* *CNRS, Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.*

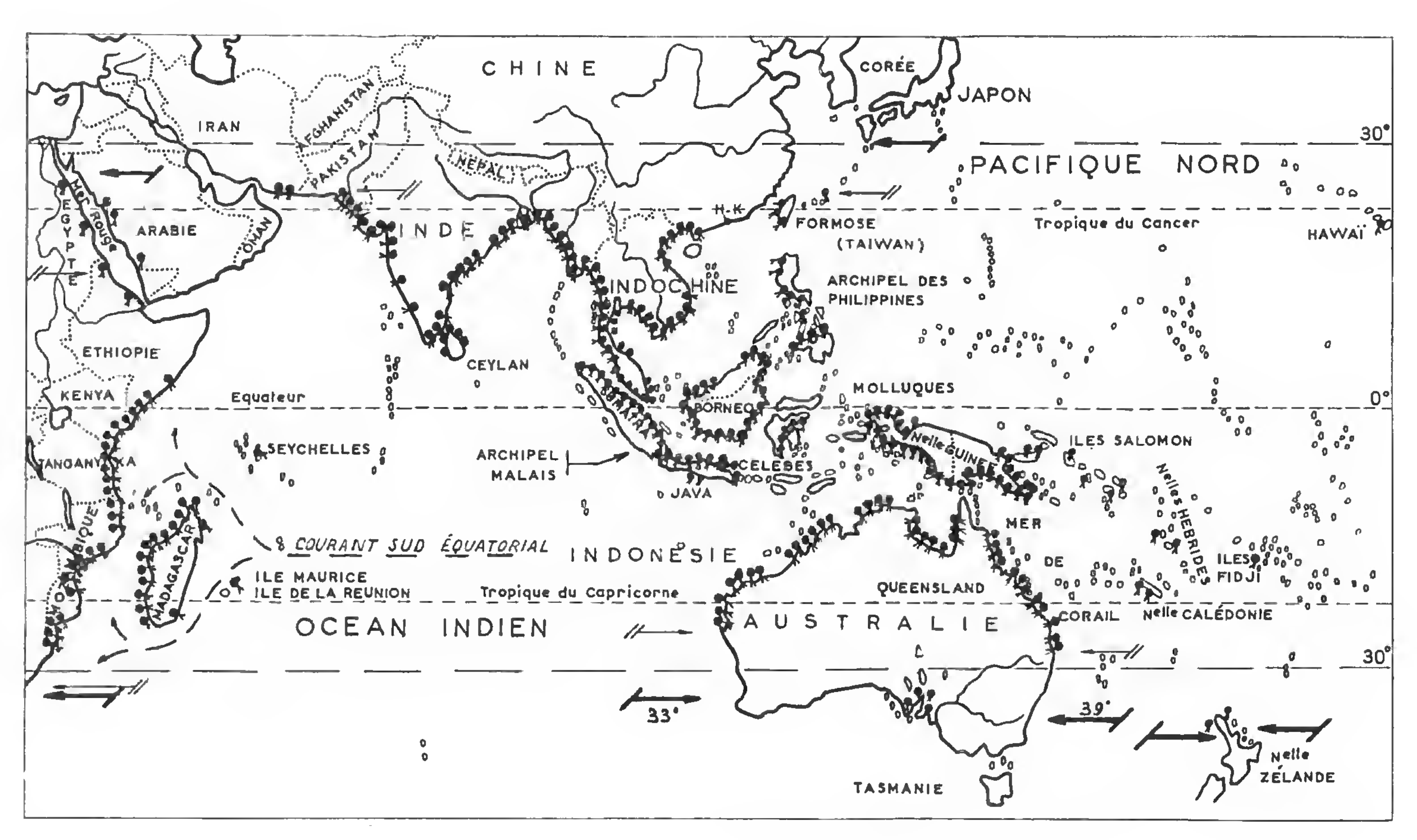


FIG. 1A. — Répartition des mangroves sur le globe. (*Symboles : voir carte 1B.*)

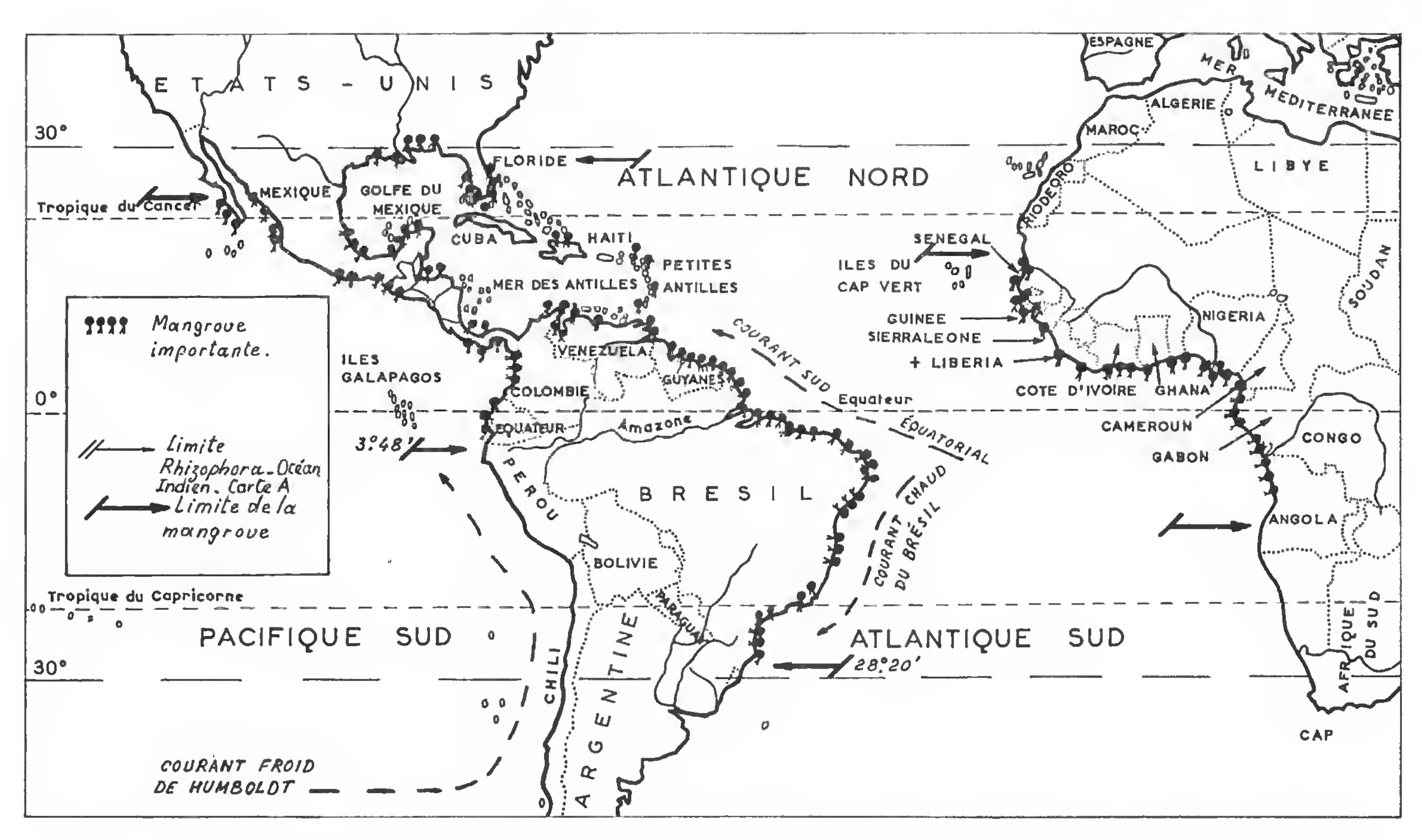


Fig. 1B. — Répartition des mangroves sur le globe (*suite*) ; on remarquera en particulier l'influence du courant froid de Humboldt.

I. ÉCOLOGIE

Parmi les principaux facteurs écologiques (hydrologiques, édaphiques et climatiques) conditionnant l'existence de la mangrove, quatre facteurs semblent essentiels pour permettre son installation et son développement : importance et durée des submersions marines, nature des sols, lessivage de ces zones par des eaux continentales dont le mélange avec l'eau de mer constitue des eaux saumâtres, enfin températures létales qui délimitent l'aire de répartition des espèces végétales.

Il est évident, a priori, que la topographie des côtes et l'amplitude des marées conditionnent les possibilités d'existence de la mangrove. Un exemple frappant est celui de Madagascar (Kiener, 1965) où plus de 98 % de l'ensemble des mangroves existant sur le pourtour de l'île sont groupées sur la côte ouest. Outre le fait que celle-ci est régulièrement basse et plate et que les fleuves de l'ouest charrient des masses énormes d'alluvions qui sont à l'origine d'importants atterrissements côtiers, la grande différence entre les deux côtes, quant à l'abondance relative de la mangrove, s'explique facilement par les amplitudes des marées. En effet, l'océan Indien, à faible amplitude de marée sur la côte est (0,60 m à Tamatave), provoque dans le canal de Mozambique, par le jeu des marées qui s'y engouffrent à la fois par le nord et par le sud, un marnage atteignant plusieurs mètres (3,90 m à Majunga ; 3,40 m à Morondova, à Nossi Bé et aux Comores).

Ces formations à palétuviers colonisent généralement des sols vaseux ou sablo-vaseux et plusieurs auteurs, dont Walter (1964), ont mis en relief l'extraordinaire adaptation des espèces à des sols comparts généralement très peu aérés. La pression osmotique interne élevée des végétaux permet à ces derniers de tirer substance de ces sols très salés et présentant une forte rétention pour les sels minéraux.

Si certaines mangroves se sont constituées en fixant de proche en proche des terres accumulées en bordure de mer par les marées, le cas le plus fréquent est cependant celui des palétuviers fixant, au sein de leur inextricable système de racines, des atterrissements fluviaux dans les zones d'embouchure où se créent alors de grands deltas.

Du côté continental, le « lessivage » par les eaux douces des zones à mangrove est un facteur également très important et sur lequel trop peu d'auteurs ont assez insisté. En effet, la forêt de palétuviers ne peut s'installer que dans des zones soumises à la fois aux submersions marines et à l'influence des eaux continentales (épigées ou souterraines). Si le type le plus fréquent est la grande mangrove de deltas, dans lesquels elle subit les actions alternées de la mer et des cours d'eau, il est deux autres types particuliers de mangrove que nous allons évoquer brièvement. D'une part, un type littoral marin de « mangrove en rideau », le long des côtes, dont l'existence s'explique par la dessalure locale des eaux, est permis par l'apport d'eau douce reçue de l'intérieur et dont le mélange avec les eaux souterraines salées provoque un milieu favorable à cette forme de végétation. A ce type se rattache une partie des mangroves littorales de Guyane (Boyé, 1962), dont la côte est longée par des courants continus véhiculant une partie des eaux de l'Amazone et des fleuves voisins. La salinité de ces eaux littorales oscille entre 20 et 25 ‰, permettant ainsi le développement d'une mangrove de front de mer (« siriubal ») à *Avicennia nitida*. D'autre part, un type de petites mangroves littorales échelonnées, çà et là, le long de certaines

côtes, en particulier sur la côte ouest de Madagascar (notamment : région sud de Tuléar). On sait que les formations karstiques de la côte ouest de la Grande Ile favorisent l'existence de très nombreuses et importantes sources de résurgence dont bon nombre voient le jour au pied de la falaise calcaire, un peu au-dessus du niveau de la mer ou, quelquefois, en pleine mer où une partie d'entre elles sont découvertes à marée basse.

Parmi les divers facteurs climatiques qui conditionnent l'existence de la mangrove, il en est un sur lequel nous allons nous pencher : celui de la température, dont l'influence primordiale est particulièrement mise en évidence dans le cas du courant froid de Humboldt. Longeant la côte Pacifique de l'Amérique du Sud, celui-ci limite vers le sud les mangroves de la côte ouest à la latitude 3°48'S, alors que sur la côte Atlantique les mangroves descendent jusqu'à 28°20' (Bascope, 1959). Le même phénomène, moins accusé, explique qu'en Australie les limites extrême-sud des palétuviers sont respectivement 33° et 39°S sur les côtes ouest et sud-est.

Les températures létales de certaines espèces de palétuviers nous expliquent également que les forêts de ce type, particulièrement florissantes en zone tropicale, s'appauvrissent fortement en espèces en atteignant leurs limites latitudinales extrêmes.

II. BIOCÉNOSE

Qu'il s'agisse de la flore ou de la faune, les biocénoses sont marquées par une zonation nette, déterminée par les divers facteurs écologiques combinés, parmi lesquels la salinité dont l'effet semble souvent prépondérant. Beaucoup d'auteurs, parmi lesquels Gerlach (1958), Kiener (1965), MacNae (1968), Mogg (1963), Weiss et Kiener (1971), ont mis ce phénomène en relief.

A. — Flore. Zonation en fonction de la salinité

On pourrait penser qu'au fur et à mesure que l'on s'écarte de la mer, en allant vers l'intérieur, les espèces ne supportent que des salinités de plus en plus faibles, et que la zonation ait pour origine (en partie du moins) le passage progressif des eaux marines aux eaux douces intérieures. Or, en étudiant de plus près les problèmes d'euryhalinité de ces diverses espèces (Weiss et Kiener, 1971), par analyses chimiques systématiques des milieux où elles sont localisées, nous arrivons à la conclusion inverse, à savoir que :

— les espèces les plus proches de la mer (en particulier l'espèce « pionnière » *Sonneratia alba*) sont les plus sténohalines et ne supportent guère des eaux dont la salinité s'écarte beaucoup de celle de l'eau de mer (35 ‰ dans ces régions tropicales) ;

— des espèces telles que *Rhizophora* et *Avicennia* spp. — pour ne prendre que les deux genres dominants, quotidiennement immergés (et à sec aux marées basses) — se développent sur des sols dont les eaux interstitielles sont soumises à l'action périodique des marées, à la forte influence de la nappe souterraine, souvent peu salée, ainsi qu'à l'influence de l'évaporation intense pendant les marées basses. Les amplitudes de salinité supportées par ces espèces de « pleine mangrove » sont assez fortes (souvent 10 à 60 g/l) :

— une espèce telle que *Lumnitzera racemosa*, souvent localisée en bordure des mangroves, au voisinage de sols salés qui leur font suite, doit supporter des variations et des amplitudes de salinité particulièrement élevées (eaux de pluies jusqu'aux eaux interstitielles à plus de 80 g/l). C'est une espèce très euryhaline qui, pénétrant dans les zones de « solontchaks » le long des chenaux, comme l'*Heritiera* ou le *Thespesia*, ne peut cependant coloniser les sols salés où les amplitudes de salinité deviennent trop fortes et où la sécheresse prolongée provoque des efflorescences salines superficielles et importantes.

Enfin, signalons que très souvent les zones d'embouchures des deltas à mangroves comportent des herbiers importants de *Zostera* et de *Cymodocea*, où une faune très variée (notamment des Crustacés) vient chercher des abris et un biotope favorable à sa reproduction.

B. — Biocénoses animales. Euryhalinité et zonation

Plusieurs plans d'eau avec mangroves ont fait l'objet d'études écologiques et faunistiques complètes et, parmi celles-ci, il faut citer les travaux sud-africains relatifs aux lagunes de Durban (Day et Morgans, 1956) et d'Umhlatusi (Richard's bay : Millard et Harrison, 1954) ainsi que la thèse de Gerlach (1958) pour la mangrove de Cananea (Brésil). Pour l'ensemble des recherches entreprises, le plancton des eaux saumâtres tropicales est encore mal connu et c'est lui, pourtant, qui est à la base de nombreux déplacements trophiques d'espèces herbivores (phytoplanctophages) ou microphages-planctophages attirées par la nourriture : d'autres espèces détritivores ou herbivores le sont par les détritus de la forêt de palétuviers ou par les herbiers à Zostères dont elles se nourrissent et, à leur tour, elles attirent des poissons carnivores euryhalins qui les pourchassent.

Pour ces biocénoses animales, nous allons brièvement étudier trois grands groupes : Mollusques, Crustacés et Poissons.

1. **Mollusques**

Parmi les nombreux Mollusques des eaux saumâtres et notamment des mangroves du monde entier, il y a lieu de citer tout particulièrement les Huîtres : *Crassostrea cucullata* (Ostréidé), qui se fixent par prédilection sur les rochers et, de façon fort curieuse, sur les contreforts et les racines aériennes des Rhizophoracées (*Rhizophora*, *Ceriops*, *Bruguiera*) qu'elles arrivent à recouvrir presque entièrement, se mettant ainsi à l'abri de la vase. Comme les Huîtres fixées sur les rochers de la zone littorale (ou quelquefois des embouchures), elles ne craignent pas d'être à l'air libre et au soleil pendant plusieurs heures aux marées basses. Signalons aussi la présence fréquente de Gastéropodes (Cérithes, Néritines, *Terebralia*...) et de Bivalves : petites Moules, Tellines..., sans oublier les Tarets, souvent des genres *Teredo* et *Bankia*, qui attaquent les bois et que l'on retrouve dans tous les milieux saumâtres.

2. **Crustacés**

Dans la faune des mangroves, qu'Ekman (1935) caractérise comme « pauvre en espèces », les Crustacés font quelque exception à cette règle générale. Les fonds sablo-vaseux favo-

risent l'installation de certaines espèces pouvant creuser des terriers ; une partie d'entre elles se retrouvent dans les zones littorales marines et dans les eaux saumâtres poïkilohalines. Dans la lagune d'Umhlatusi, par exemple, MILLARD et HARRISSON (1954) ont pu dénombrer 57 espèces de Crustacés et CROSNIER (1965) identifie pour Madagascar 60 espèces de Grapsidés et d'Ocypodidés sur lesquelles 57 peuvent être rencontrées dans la zone intertidale.

Accompagnant presque systématiquement les Huîtres et disséminées également dans le monde entier, nous devons signaler, parmi les Crustacés cirripèdes, les Balanes, *Balanus* ou *Chtamalus* spp., qui colonisent tous les supports pouvant les maintenir au-dessus des fonds : rochers, contreforts de palétuviers, supports de ponts, piquets de barrages à poissons, jusqu'aux feuilles des branches basses de palétuviers dont la face inférieure est baignée par les marées hautes. Parmi les Isopodes, nous pouvons signaler les genres *Idotea*, *Cyathura* et *Sphaeroma*, des Asellotes, à très larges répartitions géographiques, et certains parasites de poissons (notamment Mugilidés) du genre *Cymothoa*. Si les petites Crevettes ou « caridines » présentent une très grande variété et une très large répartition dans les eaux douces tropicales, en revanche les *Palaemon* et les *Penaeus* (ou genres voisins), ainsi que les Crabes, ont une très large répartition dans les eaux saumâtres. Parmi les Crevettes, signalons en particulier *Penaeus monodon*, espèce indo-pacifique, très abondante dans toutes les eaux saumâtres malgaches et en particulier dans la lagune d'Anony (sud-est de Madagascar) où elle effectue son cycle vital complet dans un biotope aux fortes variations saisonnières de salinité ; dans les mangroves, où elle fréquente avec *P. indicus* les plages sablonneuses et les herbiers, elle effectue des déplacements liés à la marée.

Parmi les principaux Crabes, dont la répartition tient d'une véritable zonation en fonction des marées et de la nature des sols, nous devons citer entre autres, dans la zone indienne, des Grapsidés (avec le genre *Sesarma*), des Ocypodidés (Ocypodes terrestres et *Uca*, amphibies) et, parmi les Portunidés (aquatiques), le grand Crabe des palétuviers, *Scylla serrata*, excellent nageur, qui va se reproduire en mer. Il faudrait insister, ici, sur les très nombreux *Uca* dont les mâles portent, de façon caractéristique, une pince beaucoup plus forte que l'autre : dans les zones sablo-vaseuses des mangroves du monde entier, en zone intertidale, leur biomasse est élevée et dans toute la zone indo-pacifique ils cohabitent avec les Périophthalmes, également amphibies.

Enfin, signalons l'abondance dans les mangroves des Pagures (souvent *Pagurus* et *Clibanarius* spp.) qui trouvent refuge dans les coquilles de Gastéropodes (à Madagascar, fréquemment les coquilles de *Terebralia palustris*).

3. Poissons

A part les Périophthalmes que l'on trouve de façon systématique dans toutes les mangroves de l'ancien monde (Afrique, Asie, zone indo-pacifique jusqu'à la Polynésie), et peut-être quelques Gobiidés et Blenniidés (dont la biologie encore mal connue ne nous permet pas de préciser si ces espèces sont strictement liées aux biotopes saumâtres et si elles peuvent y effectuer leur cycle biologique complet), on peut dire que la faune ichtyologique des eaux saumâtres tropicales est essentiellement une faune « transfuge », composée, d'une part, d'une très forte majorité d'espèces euryhalines à affinités marines dominantes et,

d'autre part, de quelques espèces dulcicoles pénétrant dans des eaux généralement peu salées. Assez nombreux sont les poissons marins tropicaux qui ont une large euryhalinité et qui dépassent souvent les biotopes saumâtres pour aller passer un certain temps en eaux douces, alors que les espèces dulcicoles sont généralement très sensibles à la salinité et ne pénètrent que rarement dans des milieux dont la concentration dépasse la moitié de celle de l'eau de mer.

Tableau I. — Gradients de pénétration des Poissons dans la région de la Basse Mahavavy (Madagascar). Pour les eaux douces (fleuve Mahavavy et lac Kinkony), la limite maximale de salinité a été fixée à 1 ‰ car la forte teneur de ces eaux en calcium élève souvent leur salinité au-delà des 0,5 ‰ habituellement retenus.

ZONES / POISSONS	Canal Mozambique — S‰ #35	Embouch. Milieu euhalin 35-30	Mangrove Aval M.euh.et pol. 35-18	Mangrove Amont M.més.et olig. 18-1	Mahavavy Kinkony Eaux douces < 1‰	Observations
A. Sténohalins et strictem. marins	575 (estimation)					Facteurs autres que S‰ peuvent intervenir.
B. Relativement sténohalins		14 + Passage				Fréquents Z. Emb. mais ne la dépassant pas
C. Euryhalinité assez large			58 + Pas.			Mangrove prop. dite — Nb. espèces se déplaçant avec les marées
D. Euryhalinité très large				28 + Pas.		
E. Euryhalinité totale					28 + dulcicoles	28 euryhalins totaux dont 6 holoeuryhal.
nombre total/Zone	#700	128	114	56	28+d	

Le tableau I schématise, pour une mangrove de la côte ouest de Madagascar, l'ensemble de ces déplacements. Pour la Grande Ile, nous pouvons citer, venant de la mer et pénétrant fréquemment les eaux douces, au-delà des eaux saumâtres, les genres : *Anguilla, Arius, Caranx, Epinephelus, Lutjanus, Lethrinus, Therapon, Chanos, Gerres, Glossogobius, Leiognathus, Polydactylus, Ambassis, Kuhlia, Mugil, Sillago*..., sans oublier certains Requins

(*Carcharinus*) et le Poisson-scie (*Pristis*). Par ailleurs, ne pénétrant pas les eaux intérieures au-delà des estuaires ou de la limite des mangroves, nous pouvons citer : *Albula vulpes, Arius africanus, Bathygobius indicus, Chirocentrus dorab, Lobotes surinamensis,* plusieurs Clupéidés, certains Requins...

Un cas particulier doit être cité pour des poissons relativement sténohalins, tels que *Chelonodon patoca* par exemple, qui suivent en réalité le flux et le reflux en restant toujours dans une eau polyhaline ou mésohaline, sans séjourner dans la zone amont quand celle-ci redevient périodiquement douce.

Parmi les poissons caractéristiques des eaux saumâtres, les Périophtalmes (à Madagascar, *P. kalolo* = *P. koelreuteri*) présentent un intérêt tout à fait particulier au point de vue de leur biologie. Euryhalines, amphibies, constructrices de terriers, ces espèces pullulent littéralement dans la mangrove et l'on peut affirmer que plus de 99 % des sujets vivent en eau saumâtre : statistiquement parlant, elles représentent donc bien des espèces caractéristiques de ce biotope.

Parmi d'autres poissons tropicaux qui semblent inféodés aux eaux saumâtres, citons *Zenarchopterus dispar*, espèce pélagique ovovivipare à large répartition (de la côte orientale d'Afrique à la Polynésie). D'autres cas particuliers se présentent avec des Poissons fouisseurs des estuaires sablonneux de certains fleuves de Madagascar (*Caecula brevirostris, Gobitrichinotus arnoulti*) ainsi qu'avec *Pisodonophis boro* qui s'enfonce dans les sables vaseux de certaines mangroves. Les zones où ils vivent sont soumises à l'action alternée des marées montantes et du lessivage par de l'eau fortement dessalée, mais leurs corps restent pratiquement toujours submergés dans des sables ou des sables vaseux très salés par suite de la forte rétention des sels par les sédiments (Kiener, 1965).

Les captures faites en eaux saumâtres tropicales, en particulier dans les chenaux de marées des mangroves, révèlent une abondance tout à fait particulière de formes juvéniles aux caractères anatomiques et aux couleurs souvent spécifiques de leur âge. Comme dans toutes les eaux saumâtres de la zone méditerranéenne, l'abondance de jeunes Mugilidés est extraordinaire. Il est assez fréquent aussi de pêcher des larves rubanées d'*Elops machnata* et de *Megalops cyprinoides* dans les mangroves de la côte ouest de Madagascar.

Si l'on conçoit assez facilement que beaucoup de formes marines pénètrent fréquemment dans les eaux saumâtres encore assez salées, il est plus difficile d'expliquer certaines pénétrations de longue durée, au-delà des eaux saumâtres, dans les eaux douces : la présence relativement abondante de l'ion calcium permet de donner une explication à ce phénomène fréquent sur la côte ouest de Madagascar et, par opposition, l'absence de calcium peut expliquer la barrière biologique que constituent, pour bien des espèces, les eaux acides et très peu minéralisées de la côte est (Kiener, 1965).

Sans quitter la côte ouest de Madagascar prise comme exemple, signalons enfin que l'existence d'un large plateau continental favorise également la colonisation des eaux saumâtres à partir d'un important stock ichtyologique marin qui, de plus, ne fait pas l'objet de pêches excessives. C'est ainsi qu'entre côte est et côte ouest on peut constater, sur le plan de l'abondance des Poissons en eaux saumâtres, des différences analogues à celle existant entre La Réunion (zone littorale très rapidement profonde) et l'île Maurice, au plateau continental relativement développé.

C. — Essai de délimitation de zones biologiques en fonction d'associations biocénotiques : flore et faune

Il est évident qu'un essai de classification des formes des milieux saumâtres en fonction de la salinité seule est fort incomplet, et nous devons entrevoir l'existence d'associations flore-faune qui témoignent de véritables « alliances » permettant, dans certains cas, de caractériser des zones biologiques bien précises. Sans nous cacher toute la complexité de ces « alliances », essayons d'en donner quelques exemples pour la côte ouest de Madagascar, en partant de la zone littorale :

— En zone de dunes littorales ou de rivages sablonneux des embouchures et des grands chenaux marins, on peut observer le « royaume » des Ocypodidés et de *Cardisoma carniflex* associés à la végétation d'*Ipomea*, de *Paspalum*, de *Sesuvium* spp.

— Si les embouchures ne comportent souvent, en raison de la force du courant, que peu de plantes aquatiques, il faut cependant signaler l'existence fréquente d'herbiers à *Zostera* et *Cymodocea* dans les cuvettes situées immédiatement en arrière des embouchures et où l'on trouve plusieurs espèces de Crevettes des genres *Penaeus*, *Palaemon*, *Macrobrachium*. Dans ces zones d'embouchure, plusieurs Poissons benthiques, gros chasseurs, sont fréquents : Raies (*Dasyatis uarnak*, *Rhinobatus annulatus*), Pleuronectiformes (*Pseudorhombus arsius*, Cynoglossidés, Soles), Gobiidés, Platycéphalidés (*Platycephalus indicus*), etc.

— En pleine zone de mangroves (zone poly- et mésohaline), nous avons l'association typique : palétuviers-Périophthalme-*Uca* spp. (auxquels il faut ajouter des Crabes des genres *Macrophthalmus*, *Sesarma*, *Scylla*, *Menippe*...).

— Enfin, en zone amont de la mangrove, en limite de la zone à *Ceriops* au-delà de laquelle commencent généralement les sols salés ou « sdontchaks », il existe une association entre la mangrove, avec son inextricable lacis de racines, et les Crabes du genre *Sesarma* qui y trouvent des conditions excellentes pour la construction de terriers. A cette association il faut ajouter celle des Moustiques, notamment des genres *Culex* et *Aedes*, qui trouvent dans ces terriers des gîtes parfaits pour leurs pontes.

— Et en parlant d' « associations », n'est-il pas intéressant d'évoquer de plus près celle qui lie les palétuviers et les Périophthalmes dans la vaste zone de l'ancien monde et de penser que ces diverses formes se sont très probablement dispersées ensemble, à travers le globe, à partir d'une région d'origine commune : la zone des archipels Indo-Malais ? En effet, l'existence du plus grand nombre d'espèces, aussi bien pour les palétuviers (Gessner, 1955) que pour les Périophthalmes (Eggert, 1935), permet d'émettre l'hypothèse que cette région de grandes îles abrita leur naissance et leur diversification.

III. PHYSIOLOGIE

Il est indispensable d'évoquer quelques aspects physiologiques qui sont nécessaires pour mieux comprendre les zonations floristiques et faunistiques étudiées plus haut et qui, dans le cadre des gradients d'euryhalinité, sont essentiellement déterminées par les capacités

d'osmorégulation propres à chaque espèce. Dans le travail sur les mangroves de l'Est africain, WALTER et STEINER (1936) mettent en relief l'importance des problèmes, d'ailleurs interdépendants, de la transpiration des palétuviers et de la pression osmotique du milieu extérieur (pour laquelle les chlorures jouent un rôle dominant). Ces auteurs précisent les chiffres extrêmes pour les valeurs osmotiques « qui sont d'autant plus élevées que l'on pénètre à l'intérieur des terres » :

Sonneratia alba	29,0 à 33,9 atm
Rhizophora mucronata	27,8 à 35,5 atm
Ceriops candolleana	30,4 à 36,7 atm
Avicennia marina	34,5 à 62,0 atm

(La pression osmotique du milieu marin de la région de Zanzibar varie de 22 à 25 atm.)

A ces chiffres il est intéressant de comparer les constatations tout à fait parallèles faites par WEISS et KIENER (1971) qui ont étudié les salinités extrêmes des milieux ambiants pour trois espèces de palétuviers de la région de Tuléar ; la figure 2 résume ces divers résultats. Cette comparaison est très valable, car les deux mangroves sont face à face, par rapport au canal de Mozambique, leurs écologies sont très voisines et les espèces sont les mêmes.

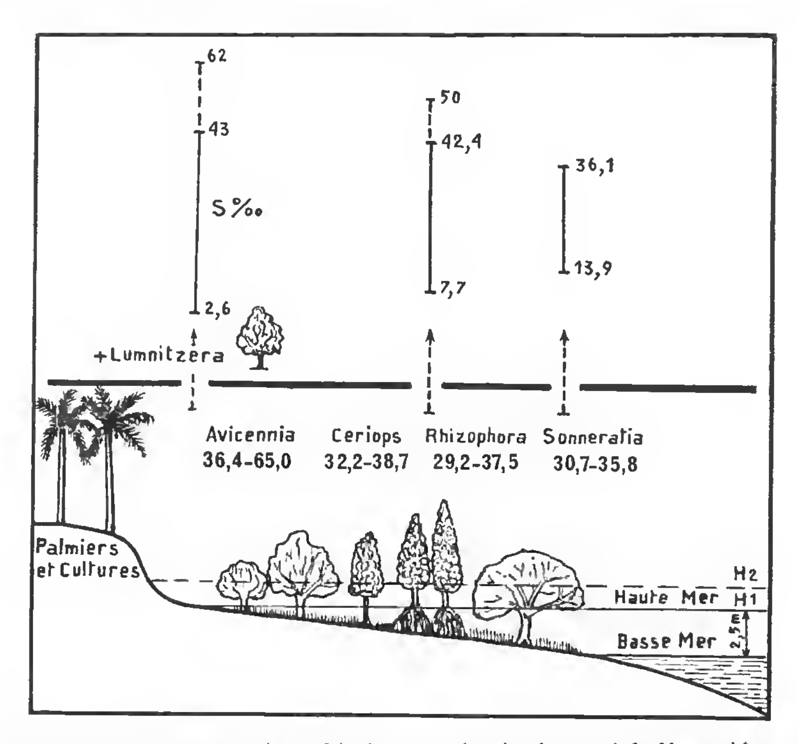


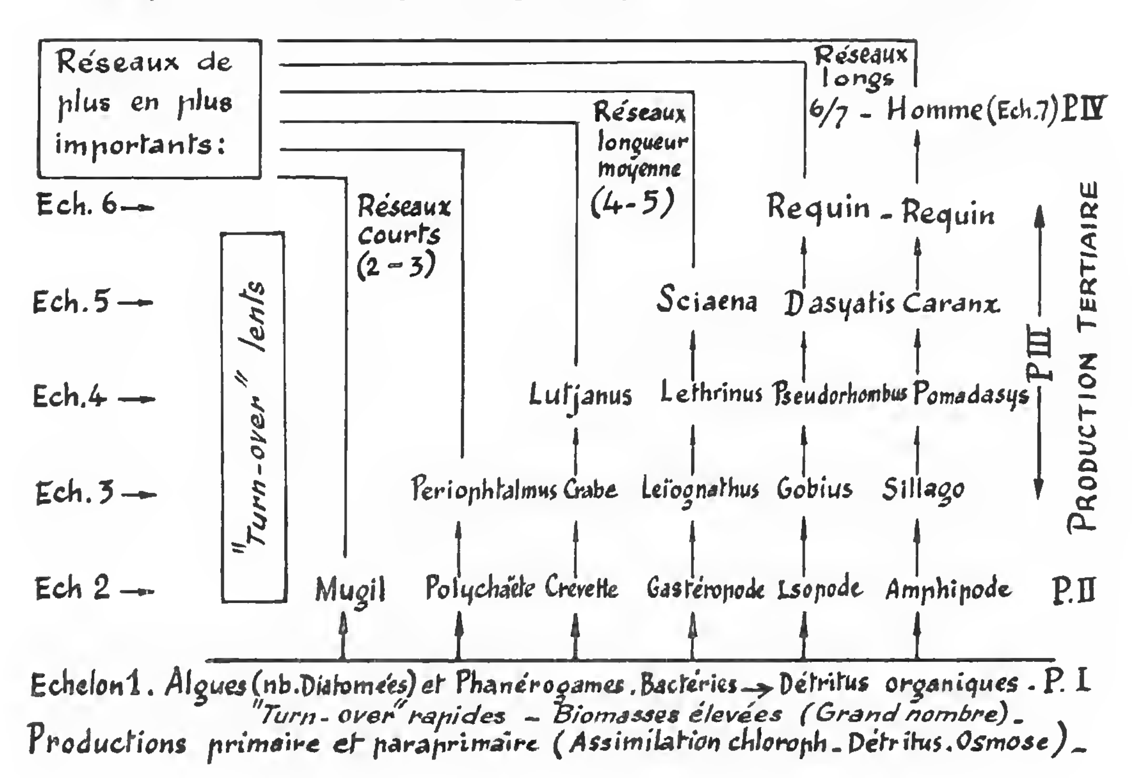
FIG. 2. — Zonation comparée sur les côtes africaine et malgache du canal de Mozambique. *En bas :* zonation dans la région de Zanzibar et marges des pressions osmotiques (atm), d'après WALTER et STEINER (1936). *En haut :* zonation correspondante dans la région de Tuléar, avec amplitudes des salinités de la nappe phréatique, d'après WEISS et KIENER (1971) ; en tireté, valeurs supérieures relevées à Majunga (KIENER, inédit).

Dans le domaine de la faune, de très nombreuses recherches ont été poursuivies sur les possibilités d'osmorégulation des invertébrés et des Poissons euryhalins marins, ainsi que sur la nature des diverses réponses aux changements de milieux, aux agressions physiologiques (« stress »), et ce à la fois en tenant compte des problèmes de salinité totale et des problèmes de rapports ioniques (Poha, 1969). Comme pour les palétuviers, la zonation de la faune s'effectue par des limites létales caractéristiques de chaque espèce, et Weiss et Kiener (1971) ont essayé d'en donner des exemples pour quelques Poissons et Crabes capturés dans la mangrove malgache.

IV. TROPHISME DES MANGROVES ET PROBLÈMES DE MISE EN VALEUR

Les mangroves, dans le monde entier, sont utilisées depuis fort longtemps pour la pêche, mais il faut bien dire que si les mangroves d'Amérique et d'Afrique (y compris Madagascar) ne sont encore généralement mises en valeur que d'une façon très extensive, les mangroves d'Extrême-Orient sont, elles, exploitées de façon très intensive, et ce, pour des raisons essentiellement démographiques (population nombreuse).

Tableau II. — Exemples de réseaux trophiques dans une mangrove malgache. La production tertiaire peut comprendre plusieurs échelons de carnivores.



Les possibilités de mise en valeur revêtent deux aspects essentiels, tous deux en relation directe avec la productivité élevée de la mangrove. Sans nous arrêter ici sur la production primaire particulièrement forte dans cette forêt inondée, soulignons que les biomasses animales qui nous intéressent de plus près atteignent souvent des valeurs exceptionnelles. Si peu de relevés quantitatifs ont été poursuivis jusqu'ici et pour l'ensemble du globe, on peut cependant affirmer que la faune benthique de certaines zones dépasse quelquefois le kilogramme par mètre carré (abondance particulière des Vers, Mollusques et Crustacés). La biomasse animale a une évolution saisonnière généralement assez nette et la faune « transfuge » (Poissons et Crustacés) est souvent plus importante en saison chaude, ce qui détermine pendant cette période l'existence de milieux naturels aquatiques très riches.

Un exemple pris dans la mangrove de Namakia, au sud de Majunga, permet d'estimer la biomasse animale moyenne, en période de mi-saison (octobre), à environ 350 g/m^2, ce qui est très honorable pour une moyenne valable pour d'aussi grandes superficies. On conçoit donc que ce biotope est particulièrement productif par lui-même et qu'il représente un milieu trophique de choix pour certains éléments marins en quête de nourriture.

Pêche

Pour la pêche, ce sont essentiellement les Poissons marins euryhalins qui nous intéressent, car la mangrove ne recèle que peu d'espèces sédentaires et celles-ci ne comprennent pas de Poisson exploité sur le plan économique. Les pêches systématiques font ressortir l'importance des déplacements des Poissons entre mer et mangrove, particulièrement avec les marées montante et descendante, et ce phénomène, cependant parfaitement connu des pêcheurs, n'est pas suffisamment exploité par eux pour augmenter les captures. Pour toutes les mangroves africaines (y compris Madagascar) et américaines, on peut affirmer que l'augmentation de l'intensité des pêches ne peut, avant bien des années, poser de problèmes inquiétants de surexploitation (overfishing). Dans des plans d'eau tels que les étangs, lacs et cours d'eau qui ne subissent que de faibles pénétrations d'espèces euryhalines ou dans des étangs de pisciculture, la production est essentiellement fonction de la « résilience » des espèces et de la nourriture mise à leur disposition. Dans les eaux saumâtres, le peuplement piscicole se renouvelle constamment en se reconstituant à partir des populations existant dans la zone côtière marine voisine et il est probable que, si les pêches sont intensifiées, ces captures n'affectent que bien peu le stock ichtyologique marin qui les alimente (et qui lui-même est souvent sous-exploité). Il y a là une notion de « résilience » toute particulière, à étudier dans ce milieu où les lois de la production naturelle sont toutes différentes de ce qu'elles sont dans des systèmes autonomes et où les lois de Voltera (« struggle for life », équilibre proies-prédateurs) ne peuvent être appliquées telles qu'elles sont données par l'auteur.

Aquaculture

L'aquaculture sous ses divers aspects (pisciculture et autres élevages) présente de très belles possibilités ; les surfaces déjà mises en valeur en Extrême-Orient ne peuvent qu'encou-

rager les autres pays à suivre sa trace, même s'ils n'ont pas ses traditions dans ce domaine. Pour le seul élevage du *Chanos chanos*, les chiffres sont éloquents : Indonésie, 128 000 ha ; Philippines, 88 000 ha et Formose (Taiwan) 13 000 ha. La littérature technique évoquant ces problèmes est devenue très importante au cours de ces dernières années et si ces travaux se comptent par dizaines (voir en particulier la bibliographie de Kiener, 1972), il est impératif de consulter les principaux ouvrages suivants : Hickling (1970), Huet (1970), Iversen (1968), Pillay (1962), sans compter les études diverses sur l'élevage des Mollusques (Loosanoff et Harry, 1963) ou des Crustacés (Fujinaga, 1942). Le premier objectif restera la pisciculture, en raison de ses facilités d'exploitation et de ses rendements. Mais, parmi les diverses techniques aquicoles, nous pensons à des élevages de Crevettes (surtout *Penaeus*), de Crabes (*Scylla*), de Moules et d'Huîtres. Dans ces divers domaines, il reste encore beaucoup de mises au point à faire et, en ce qui concerne les élevages de Moules et d'Huîtres, il est évident que la propreté des eaux est un facteur important. A ce point de vue, toutes les mangroves ne conviennent pas parfaitement, car les eaux sont quelquefois trop chargées de vase : c'est ainsi le cas à Namakia (Basse Mahavavy, Madagascar), malgré la présence de beaux bancs naturels d'Huîtres dans la zone de l'embouchure (Ampitsopitsoky).

Conclusion

Dans un monde intertropical en plein essor démographique, essor peut-être trop « galopant » dans certains pays (à Madagascar, la population double actuellement en vingt ans), les mangroves sont souvent encore très sous-exploitées et elles représentent des possibilités d'avenir intéressantes, en particulier dans le domaine de la production de nouvelles protéines. Si l'ensemble des mangroves de l'océan Indien a fait l'objet d'une très belle et importante étude de MacNae (1968), bien des efforts restent à poursuivre pour une parfaite connaissance des mangroves africaines et américaines. Les travaux dans ces biotopes à la fois très particuliers (quelquefois aussi hostiles) et instables, à la limite des domaines terrestres et marins, ne pourront jamais décevoir le chercheur grâce aux multiples aspects (même physiologiques) qui se présentent à lui et face à une vie particulièrement intense qui, par suite de l'alternance des activités des divers groupes, ne semble jamais s'arrêter.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bascope, F., 1959. — Los Manglares en America. Descripcion de arboles forestales. *Inst. Rech. for. Amer. latine, Merida*, Venezuela, **5**, 52 p.

Boyé, M., 1962. — Les palétuviers du littoral de la Guyane française. *Cah. d'outre-mer*, **15** : 271-290.

Crosnier, A., 1965. — Crustacés décapodes (Grapsidae et Ocypodidae). *Faune Madagascar*, **18**, 143 p.

Day, J. H., et J. F. C. Morgans, 1956. — The Ecology of South African Estuaries. Part VII : The Biology of Durban Bay. *Ann. Natal Mus.*, **13** (3) : 259-312.

Eggert, B., 1935. — Beitrag zur Systematik, Biologie und geographische Verbreitung der Periophtalmidae. *Zool. Jb.*, Abt. Syst. Ökol., **67** : 29-116.

Ekman, S., 1935. — Tiergeographie des Meeres. Akad. Verlag, Leipzig, 542 p.

Fujinaga, M., 1942. — Reproduction, Development and Rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. J. Zool.*, **10** (2) : 305-393.

Gerlach, S. A., 1958. — Die Mangroveregion tropischer Küsten als Lebensraum. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **6** : 636-730.

Gessner, F., 1955. — Hydrobotanik. I, Berlin, 517 p.

Guilcher, A., 1954. — Morphologie littorale et sous-marine. Presses Univ. France, 216 p., 8 pl.

Hickling, C. F., 1970. — Estuaries fish farming. *Adv. mar. Biol.*, **8** : 119-213.

Huet, M., 1970. — Traité de Pisciculture. Bruxelles, 4e édit., 718 p. [Chap. Pisciculture en eaux saumâtres : 370-390].

Iversen, E. S., 1968. — Farming the edge of the sea. London, Fisherman's Library, 301 p.

Kiener, A., 1965. — Contribution à l'étude écologique et biologique des eaux saumâtres malgaches. Les poissons euryhalins et leur rôle dans le développement des pêches. Thèse de Docteur-Ingénieur. *Vie Milieu*, sér. C, **16** (2) : 1013-1149.

— 1972. — Écologie, Biologie et possibilités de mise en valeur des mangroves Malgaches. *Bull. Madagascar*, **308** : 49-84.

Loosanoff, U. L., et C. D. Harry, 1963. — Rearing of Bivalve Mollusks. *Adv. mar. Biol.*, **1** : 1-130.

MacNae, W., 1968. — A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forests in the Indo-West Pacific region. *Adv. mar. Biol.*, **6** : 73-270.

Millard, N. A. H., et A. D. Harrison, 1954. — The ecology of South African estuaries. Part V : Richard's Bay. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **34** (1) : 157-179.

Mogg, A. O., 1963. — A preliminary investigation of the significance of salinity in the zonation of species in salt-marsh and mangrove swamp associations. *S. Afr. J. Sci.*, **59** : 81-86.

Odum, W. E., et E. J. Heald, 1972. — Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bull. mar. Sci.*, **22** (3) : 671-738.

Pillay, G. T., 1962. — Fish farming methods in the Philippines, Indonesia and Hong-Kong. *F.A.O. Biol. Techn. Pap.*, **18**, 68 p.

Pora, E. A., 1969. — L'importance du facteur rapique (équilibre ionique) pour la vie aquatique. *Verh. int. Ver. Limnol.*, **17** : 970-986.

Walter, H., 1964. — Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. I. Stuttgart, 592 p. (mangroves : 167-187).

Walter, H., et M. Steiner, 1936. — Die Ökologie der ost-afrikanischen Mangroven. *Z. Bot.*, **30** : 65-193.

Weiss, H., et A. Kiener, 1971. — Observations relatives à la nature chimique des eaux de la région de Tuléar. Diversité, variations, relations avec les zonations biocénotiques. *Téthys*, suppl. 1 : 215-235.

Manuscrit déposé le 17 avril 1973.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 164, mai-juin 1973,
Écologie générale 20 : 317-331.

Achevé d'imprimer le 31 janvier 1974.

IMPRIMERIE NATIONALE

3 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.